

УДК 576.895.121.55

О ТИПОВОМ ВИДЕ РОДА *WARDIUM* — *WARDIUM FRYEI* (CESTODA: HYMENOLEPIDIDAE: APLOPARAKSINAE)

© С. К. Бондаренко, Р. Пяткявичюте

Восстановлена валидность типового вида рода *Wardium* — *W. fryei* Mayhew, 1925 (син.: *Hymenolepis clavicirrus* Yamaguti, 1940; *H. arquei* Pomeroy et Burt, 1964), описанного от серокрылой чайки *Larus glaucescens* с побережья Сев. Америки. Путем изучения типовых препаратов проведена дифференциация *W. fryei* от близких видов, в синонимах которых он значился — *Taenia fusus* Krabbe, 1869 от *Larus hyperboreus* из Гренландии (syn.: *Hymenolepis arctowskii* Jarecka et Ostas, 1984 ex part.) и *Hymenolepis californicus* Young, 1950 от *L. californicus* из Сев. Америки. Одновременно установлено, что видовое название *T. (= Hymenolepis) fusus* сохраняется за цестодами, описанными Краббе (Krabbe, 1869) от *L. ridibundus* из Баварии. Приведены сведения о морфологии ленточной формы *W. fryei*, ее хромосомном наборе, дефинитивных и промежуточных хозяевах и морфологическом типе метацисты, сочетающем признаки двух модификаций цистицеркоиды — хвостатой диплоцисты и стафилоцисты.

Wardium fryei был детально описан Мейю (Mayhew, 1925) как типовой вид нового рода в подсем. Hymenolepidinae Perrier, 1897 от серокрылой чайки *Larus glaucescens* с о. Сан-Жуан на тихоокеанском побережье Сев. Америки. Это была первая и до настоящего времени единственная регистрация вида. Одновременно, проводя ревизию сем. Hymenolepididae, в числе прочих признанных им подсемейств Мейю обосновал новое подсем. Aploparaksinae всего лишь для одного номинального рода *Aploparaksis* Clerc, 1903. Ранее (Ransom, 1909) *Aploparaksis* рассматривался в составе подсем. Hymenolepidinae. В основу системы, предложенной Мейю, был положен количественный признак — число семенников в проглоттиде. Поскольку в проглоттиде у *Aploparaksis* присутствует только один семенник, а у *Wardium* — три, эти роды оказались в составе разных подсемейств. Признак нестабильности в положении мужских гонад был главным дифференциальным признаком в диагнозе *Wardium*, что дало повод Межжи (Meggit, 1927) спустя два года после публикации отвергнуть классификацию гименолепидид, предложенную Мейю, как несостоятельную, а род *Wardium* свести в синоним к роду *Hymenolepis* Weinland, 1858. Эту точку зрения впоследствии поддержали многие исследователи (Fuhrmann, 1932; Hughes, 1940; Joueux, Baer, 1936, и др.), существует она и в настоящее время.

Шиллер (Schiller), исследовав оригинальные материалы из музея Agricultural Research Centre USA, пришел к выводу, что описанный от *L. californicus* вид *Hymenolepis californicus* Young, 1950 и *W. fryei* имеют идентичные крючья хоботка и морфологию стробил, на этом основании синонимизировал их. На приведенном автором рисунке крючья обоих видов действительно очень похожи. Деблок и др. (Deblock et al., 1960) поддержали эту точку зрения.

В свою очередь Бэр (Baer, 1956), сравнив оригинальные описания и рисунки, пришел к выводу, что виды *H. fryei* и *H. clavicirrus* Yamaguti являются синонимами

Taenia fusus Krabbe, 1869 (= *H. fusus* sunsu Fuhrmann, 1908). Валидность рода *Wardium* была восстановлена Спасским и Спасской (1954), вложившими новое содержание в диагноз рода и значительно расширившими его состав. Затем Спасский (1963), сославшись на мнение Бэра (Baer, 1956), в качестве типового вида рода рассматривал уже не *W. fryei*, а *W. fusus*. Эти же исследователи (Спасская и Спасский, 1971) поместили *Wardium* в подсем. *Aploparaksinae*.

Работая с цестодами подсем. *Aploparaksinae*, один из авторов настоящей публикации (Бондаренко) столкнулась с необходимостью выяснить правомерность сведения *W. fryei* в синоним к *H. fusus*, осуществленное Бэром, поскольку от этого в конечном результате зависел и статус рода *Wardium*. *Taenia fusus* был очень кратко описан Краббе (Krabbe, 1869) по материалам от двух видов чаек из разных мест: от *L. ridibundus* — из Баварии (материал Siebold) и от *L. glaucus* (= *L. hyperboreus*) — из Гренландии (сборы Pfaff и Olrik). Отсутствие каких бы то ни было сведений, кроме размеров стробил и длины хоботковых крючьев, привело к тому, что под этим названием стали фигурировать цестоды не только разных видов, но и родов. Только изучение оригинальных препаратов Краббе, Мейю и Янга могло бы внести ясность в обсуждаемую проблему.

С этой целью мы начали поиск типовых материалов видов *T. fusus*, *W. fryei* и *H. californicus*, большая часть из которых была найдена. В литературе имелись данные о жизненном цикле *T. (= Wardium) fusus* (Максимова, 1987, 1989; Толкачева, 1984). Сведения о жизненном цикле *H. californicus* получены Янгом (Young). Мы, в свою очередь, расшифровали жизненный цикл *W. fryei* на побережье Охотского моря (Бондаренко, 1997). Анализ этих данных помог окончательно решить вопрос о статусе видов, дискутируемый столь длительное время.

Для более полной характеристики вида проведено изучение хромосомного набора *W. fryei*, осуществленное Р. Пяткявичюте.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Типовой материал *W. fryei* Mayhew изучен по препарату из Национальной паразитологической коллекции США (Белтсвилл). Единственный экземпляр цестоды, обозначенный автором как «котип», хранится под каталожным номером 51 289.

Оригинальный материал по виду *W. fryei* был собран на протяжении длительного времени. В 1969 г. на берегу Мотыклейского залива Охотского моря один из авторов принимал участие в исследовании гельминтофауны птиц, проводимом коллективом сотрудников Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР (Магадан). Интересующий нас вид был найден у 5 из 11 серебристых чаек *L. argentatus*, и у 1 из 2 вскрытых обыкновенных чаек *L. ridibundus*. В 1988 и 1995 гг. там же при изучении жизненного цикла *W. fryei* цестоды были обнаружены у 23 из 46 (50 %) тихоокеанских чаек *L. schistisagus*, у 1 из 7 моевок *Rissa tridactyla*, тогда как у 18 обследованных обыкновенных чаек они не обнаружены. На северо-западной Чукотке (Чаунская низменность) *W. fryei* зарегистрирован у 2 взрослых бургомистров, *L. hyperboreus*, из 25 исследованных в период с 1970 по 1988 г. и ни разу не был обнаружен у более чем 50 *L. argentatus*, исследованных там же, что подтверждает вероятность заноса цестод в район исследования.

Типовой материал Краббе по виду *T. fusus* от *L. hyperboreus* из Гренландии (сборы Pfaff, 1864) изучен по трем препаратам, присланным из Зоологического музея Копенгагена. Один препарат содержал сколекс цестоды, а два других — фрагменты стробилы. После добавления капли диметил гидантоин формальдегида (по: Steedman, 1958) под покровное стекло препарата, содержащего сколекс, появилась возможность изучить строение крючьев хоботка.

Типовой материал от *L. ridibundus*, использованный Краббе при описании *T. fusus*, не найден, но в Музее естественной истории (Женева) мы обнаружили препараты цестод от этой птицы (box 62, № 32—34, из числа хранившихся ранее в Берлинском

музее под № 2811-2821) из коллекции Вольфхюгеля (Wolffhugel). В каталоге музея они значатся как *Haploparaksis cirrosa*, но на стеклах присутствуют две надписи: *T. cirrosa* Krabbe № 68 и *T. fusus* Krabbe № 67 (в работе Краббе эти виды имеют соответствующую нумерацию). На препарате 62/33 лежит юная стробила со сколексом, а на двух других — фрагменты зрелых стробил. Видимо, эти препараты имел в виду Клер (Clerc, 1903; P. 269), когда писал, что Вольфхюгель (Wolffhugel) «...не разделяет *T. cirrosa* Kr. и *T. fusus* Kr.».

W. fusus, регистрируемый на территории России, изучен по препаратам из музея Института паразитологии РАН (Москва) и собственным сборам. Коллекция представлена препаратами Шигина (1961) от *L. ridibundus* из Дарвиновского заповедника и Спасской — от *Larus* sp. из Якутии. Наш материал включал цестод от *L. ridibundus* из двух регионов: из низовья Оби и из бассейна Колымы (по одной зараженной птице в каждом).

Материал по виду *H. californica* изучен по препаратам из музея Белтсвилла. Он содержал препарат (№ 46488) от *L. californicus*, добытой 18 февраля 1948 г. (номер вскрытия 518 А), с надписью «paratype», на котором располагались фрагменты стробилы, а также два препарата со срезами стробил (№ 47367 и 47376), от чайки, добытой тогда же (номер вскрытия 511 А).

В процессе работы возникла необходимость изучить типовой материал *H. arctowskii*. Один препарат из типовой серии от *L. dominicanus* из Антарктиды был получен из Института паразитологии Польши (Варшава). Качество препарата позволило лишь уточнить морфологию копулятивного аппарата.

Объем публикации не позволяет детально осветить морфологию видов *H. fusus* и *H. californicus*, поэтому мы коснемся ее лишь настолько, насколько эти данные будут необходимы для дифференциации их от *W. fryei*.

Собственные сборы цестод фиксированы 70-градусным этиловым спиртом и окрашены гематоксилином Эрлиха. Крючья хоботка и копулятивный аппарат цестод изучены дополнительно на стробилах, просветленных в поливиниловом спирте и диметил гидантоин формальдегиде. Материалом для кариологических исследований послужили 4 половозрелые стробилы *W. fryei* от *L. schistisagus*, собранные в 1995 г. (Мотыклейский залив Охотского моря). Перед фиксацией живых цестод помещали на 3—4 ч в физиологический раствор, содержащий 0.01 % колхицина. Материал фиксировали в свежеприготовленном фиксаторе Карнуа — этанол : ледяная уксусная кислота (3:1). Хромосомные препараты готовили методом высушивания клеточной суспензии (Petkevičiūtė, Regel, 1994) и окрашивали 4 %-ным раствором красителя Гимзы. Для кариометрического анализа было отобрано 10 метафазных пластинок с хорошим разбросом хромосом. Измерения хромосом осуществляли по микрофотографиям. Абсолютная длина хромосом дана в мкм, относительная длина (отношение общей длины хромосомы к длине гаплоидного набора) — в процентах.

Все измерения и зарисовки выполнены на микроскопе «AMPLIVAL» и рисовальном аппарате РА-6.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Wardium fryei Mayhew, 1925

Сведения о типовом экземпляре (рис. 1, а—в). Описание автора вида весьма подробно, но в ряде случаев не сопровождается метрическими данными, поэтому уточняем лишь некоторые детали морфологии. Так, крючья хоботка лежат не очень удачно для изучения, тем не менее измерение под иммерсионным объективом позволило установить, что они составляют 0.02145—0.0256 мм длины, длина лезвия — 0.0149—0.016, основания — 0.018 мм. Бурса цирруса пересекает среднюю линию проглотида, 0.16—0.21 × 0.08—0.1 мм. Циррус 0.12—14 мм длины и 0.041—0.043 мм ширины, вооружение не обнаружено.

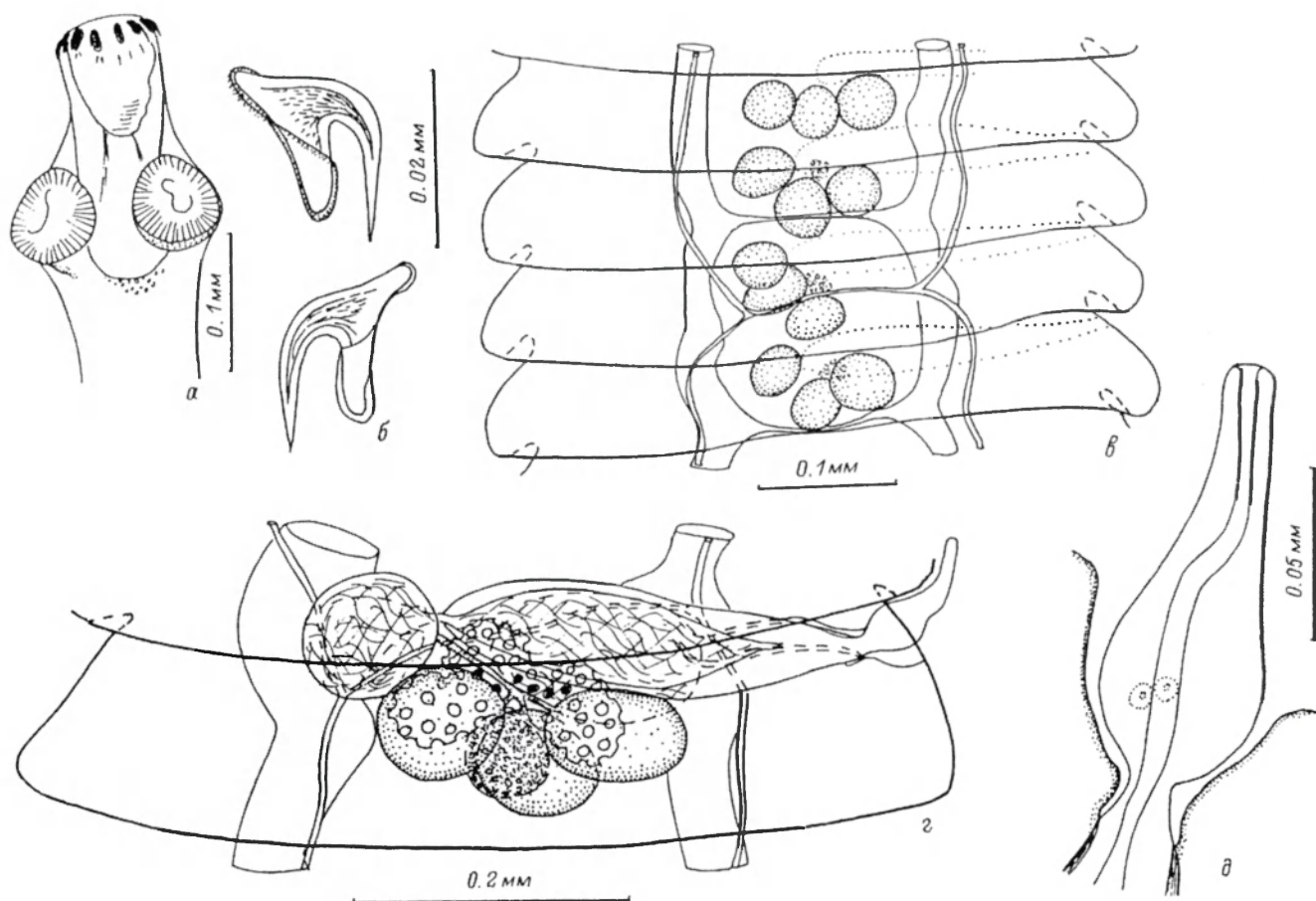


Рис. 1. *W. fryei* от *L. schistisagus* с побережья Охотского моря.

а — сколекс; *б* — крючья; *в* — положение семенников в мужских челюстях; *г* — гермафродитный челюстик; *д* — циррус. Оригинал.

Fig. 1. *W. fryei* from *L. schistisagus* at the northern Sea of Okhotsk.

Описание ленточной формы по собственным данным (рис. 2, 3). Нежные цестоды с нитевидным передним концом. Экземпляры, содержащие зрелые маточные членики, достигают 100—229 мм длины, 0.64—1.25 максимальной ширины. Сколекс небольшой, $0.18—0.27 \times 0.12—0.19$. Присоски округлые, невооруженные, выступают над поверхностью сколекса, $0.057—0.08 \times 0.05—0.066$. Хоботок мешковидный, $0.086—0.097 \times 0.053—0.076$, вооружен 10 аплопараксоидными крючьями, расположенными в один ряд. От вентральной и дорсальной поверхностей хоботка отходят 4 мускула-ретрактора (по два с каждой), соединяющие его со стенкой хоботкового влагалища на уровне присосок. Крючья $0.0249—0.0277$ (лезвие — $0.013—0.015$, основание с корневым отростком — $0.018—0.022$), располагаются в отчетливо видимых кармашках, именуемых как «hook organ». При зарисовке крючьев, не изолированных от хоботка, эти кармашки придают корневому отростку вид своеобразных эпифизов. Хоботковое влагалище простирается за заднюю границу присосок, $0.213—0.273 \times 0.074—0.105$. Стробила состоит из многочисленных члеников, форма которых варьирует от трапециевидной до почти прямоугольной в зависимости от степени сокращения. В стробиле, 128×0.73 , число члеников без пигидиума составило 1180.

Единый половой зачаток появляется в 300-м членике, семенники едва различимы с 523-го, бурса цирруса в виде зачатка появляется в 470-м членике, с 578-го — внутри бursy заметно начало образования цирруса, а в 700-м членике он уже эвагинирован и бурса полностью сформирована. С 704-го членика в наружном семенной пузырьке появляется сперма, почти одновременно она наблюдается и в семяприемнике. В это время единый зачаток женских гонад в 726-м членике только дифференцируется на яичник и желточник, т. е. налицо выраженная протерандрия. Матка в виде поперечной трубки появляется примерно в 800-м членике. Всего маточных члеников насчитывается 276, из них 85 — со зрелыми яйцами. Матка последних 12 члеников либо полностью освобождается от яиц, либо их остаются единицы.

Пучки внутреннего слоя продольной мускулатуры стробилы многочисленны (более 8 на вентральной и дорсальной сторонах тела). Продольных экскреторных сосудов две пары. Максимальный диаметр вентральных сосудов $0.046—0.053$, дорсальных — $0.004—0.006$. Вентральные и дорсальные сосуды соединены комиссурами, расположенными нерегулярно. Половые отверстия односторонние, открываются почти у передней границы членика. Половые протоки проходят дорсально от экскреторных сосудов. Семенников три, положение их в проглоттидах очень варьирует. Они могут располагаться по прямой линии, по косой, под углом, направленным вершиной вперед либо назад. Развившись значительно раньше женских гонад, они сохраняются даже в молодых маточных члениках. Семенники $0.07—0.127—0.074—0.098$. Бурса цирруса крупная, с хорошо выраженной мускулатурой стенок до 0.014 толщины, располагающейся по диагонали. Дно бursy обычно достигает либо слегка пересекает среднюю линию тела и часто направлено к дорсальной поверхности стробилы, но в члениках с расслабленной мускулатурой может достигать уровня апоральных экскреторных сосудов. Бурса цирруса $0.238—0.36 \times 0.057—0.106$. Внутренний семенной пузырек, $0.184—0.238 \times 0.057—0.077$, занимает большую часть полости бursy. Наружный семенной пузырек лежит апорально от дна бursy либо загнут на ее дорсальную сторону, $0.098—0.119$ длины. Циррус мощный, характерной листовидной формы. В нем можно выделить короткий и толстый «черешок» и удлиненную «листовую пластинку». Вооружение на циррусе удалось обнаружить только на фрагментах, оказавшихся на препаратах, подготовленных для кариологических исследований. Обычными методами оно не выявлялось. Мельчайшие шипики густо покрывают проксимальную часть поверхности листовой пластинки. Эвагинированный циррус $0.143—0.188$ длины, чаще всего дистальный конец инвагинирован. Основание цирруса $0.01—0.016$ длины, диаметр его по направлению к дистальному концу уменьшается с 0.02 до 0.012 , а затем резко увеличивается, достигая максимальной величины $0.032—0.049$. К дистальному концу циррус вновь постепенно утончается

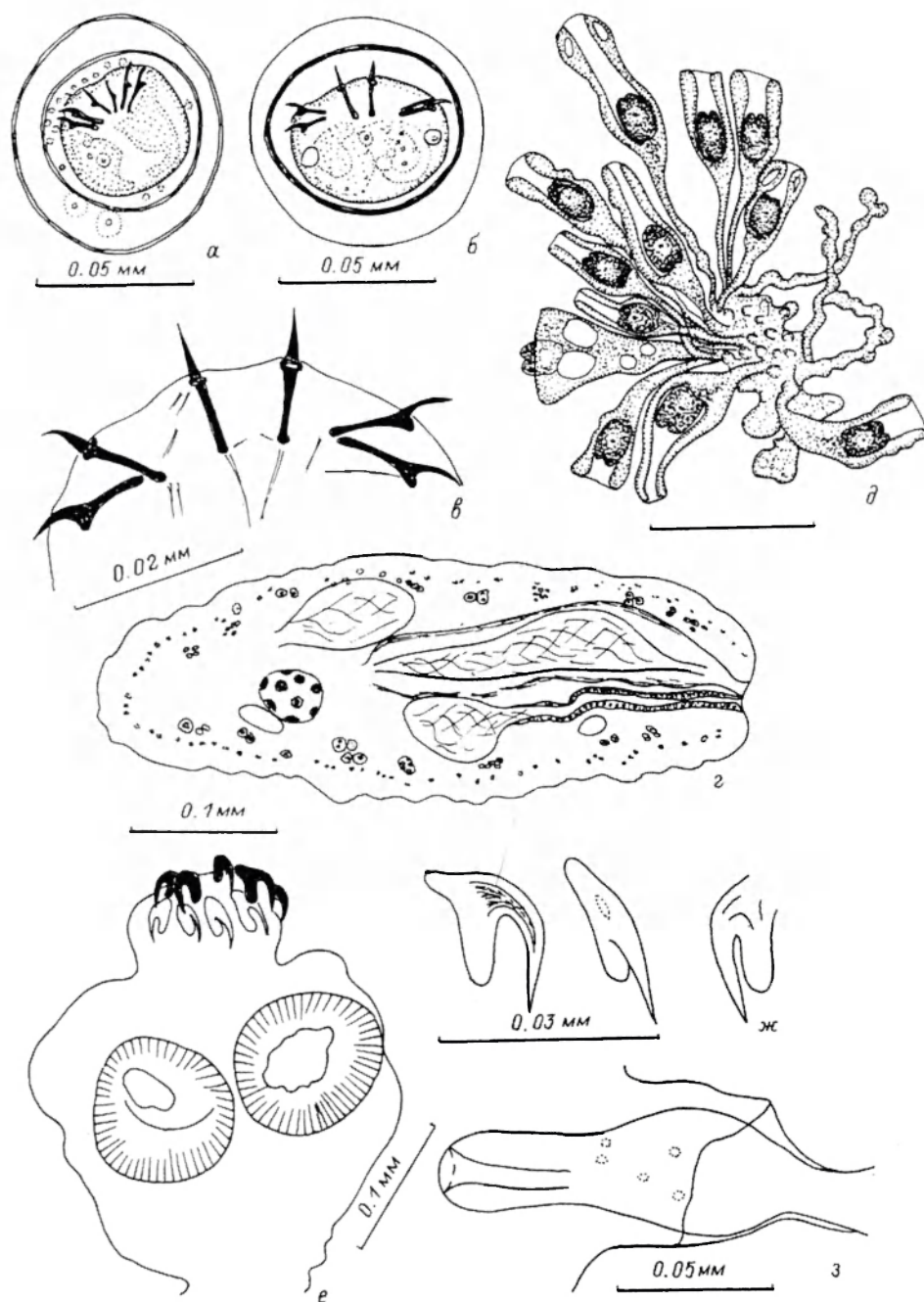


Рис. 2. *Wardium fryei*.

a — живое яйцо; *б* — фиксированное яйцо; *в* — расположение эмбриональных крючков в онкосфере; *г* — поперечный срез гермафродитного членика стробил от *L. schistosagus*; *д* — «лярвофор» из полости тела nereиды *Alitta brandii*; *е-з* — сколекс, крючья и циррус типового экземпляра от *L. glaucescens*.
Оригинал.

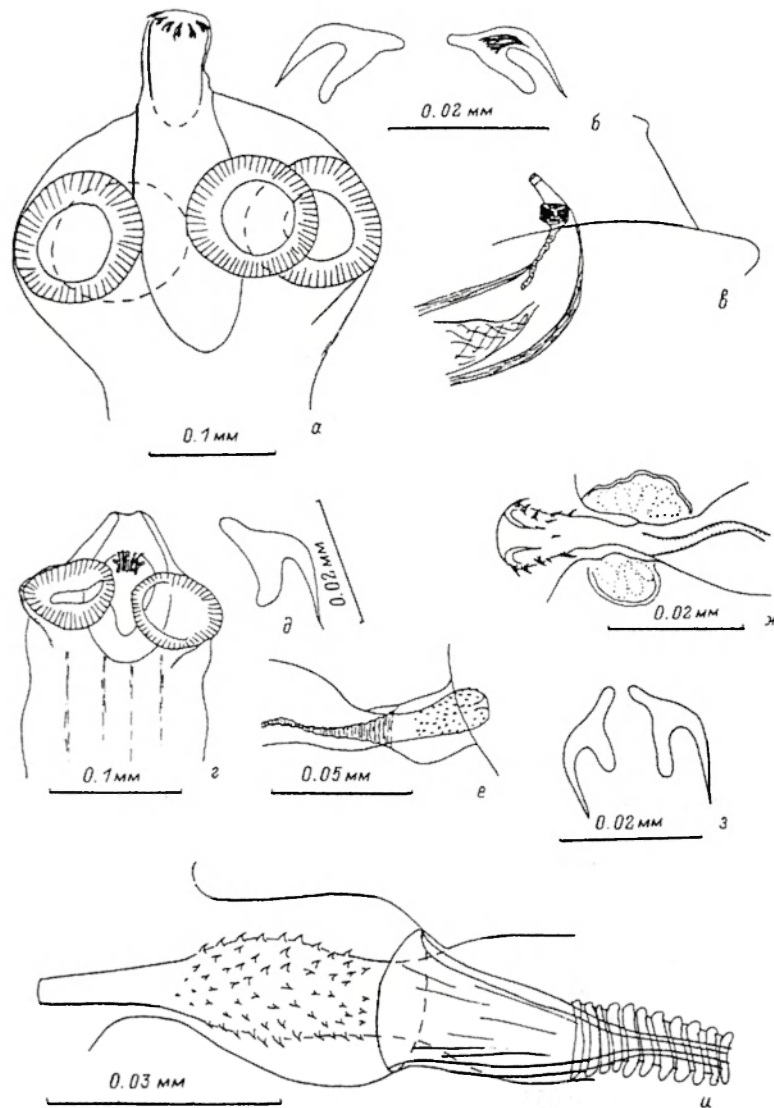


Рис. 3. Строение цестод сем. Hymenolepididae.

a—в — сколекс, крючья, копулятивный аппарат *H. arctowskii* Jarecka et Ostas от *L. hyperboreus* из Гренландии (syn.: *T. fusus* Krabbe ex parte); *г—е* — сколекс, крючок, копулятивный аппарат *T. fusus* от *L. ridibundus* из коллекции Вольфхюгеля; *ж* — копулятивный аппарат паратипа *H. californicus* Young; *з, и* — крючья и циррус *H. fusus* от *L. ridibundus* из низовья Оби. Оригиналы.

Fig. 3. Structures of cestodes of the family Hymenolepididae.

до 0.016. Когда в семяизвергательном канале скапливается сперма, в этом месте диаметр цирруса увеличивается до 0.053—0.06, при этом деформируется его форма.

Яичник лопастной, 0.184—0.267 ширины, располагается в центре проглотицы вентрально от семенников. Число и положение лопастей непостоянно, чаще их бывает три. На поперечном срезе видно, что лопасти могут вытесняться в пространство между пучками внутреннего слоя продольной мускулатуры. Желточник 0.053—0.11 × 0.037—0.062, цельнокрайний, иногда слабо бугристый, овальный либо округлый, лежит ниже уровня анатомического центра яичника дорсально от него.

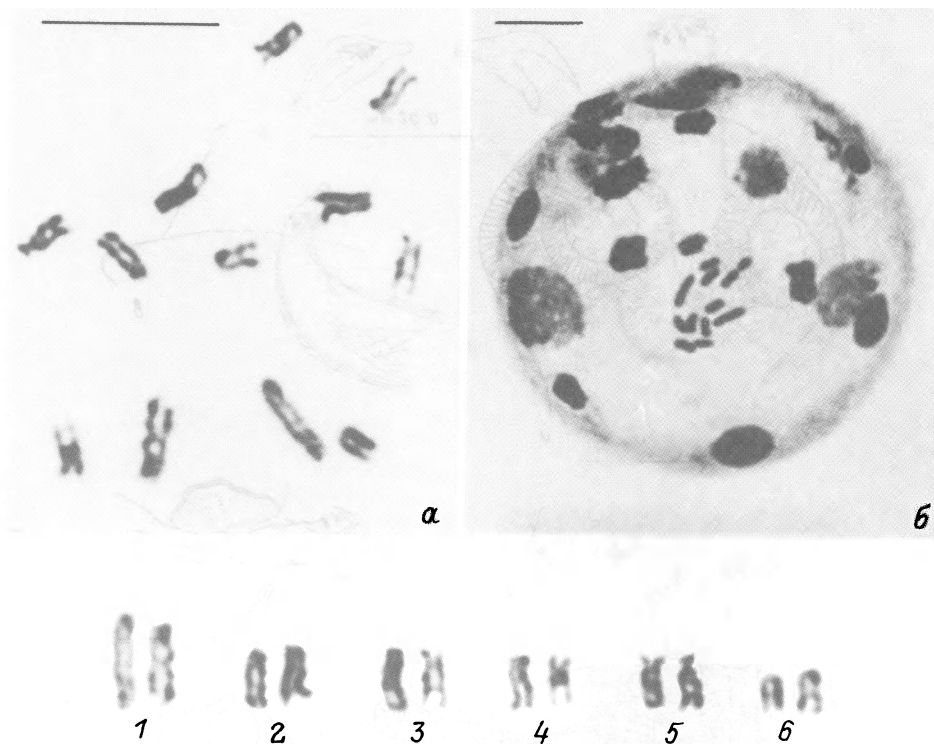


Рис. 4. Хромосомы *Wardium fryei*.
 Метафазная пластинка (а) и кариотип; б — развивающаяся онкосфера с делящейся клеткой. Шкалы — 10 мкм.

Fig. 4. Chromosomes of *Wardium fryei*.

Матка мешковидная, с несколькими карманами, занимает весь членик. Яйца многочисленные, округлые. Во внешнюю среду выделяются скрепленными гранулированным секретом матки. Живые яйца, $0.065\text{—}0.077 \times 0.065\text{—}0.072$. Мембрана наружной оболочки двухконтурная, в ее цитоплазме видны две крупные клетки. Внутренняя оболочка не обнаружена. Эмбриофора также двухконтурная, тонкостенная, $0.036\text{—}0.05 \times 0.041\text{—}0.053$. Онкосфера $0.036\text{—}0.038$ в диаметре. Железы проникновения крупные, отчетливо заметны. Эмбриональные крючья $0.017\text{—}0.021$. Между онкосферой и внутренней мембраной эмбриофора обнаружены мелкие клетки или скопление гранул неизвестного происхождения. Создается впечатление, что они более многочисленны в области расположения эмбриональных крючьев. На тотальных препаратах после фиксации цестод этиловым спиртом эта структура в яйцах не видна. Размеры эмбриофора $0.053\text{—}0.057 \times 0.055\text{—}0.066$, онкосферы $0.041 \times 0.045\text{—}0.053$. Эмбриональные крючья 0.02 .

Кариология. Делящиеся клетки на стадии метафазы митоза наблюдались в основном в развивающихся онкосферах (рис. 4, б). Установлено, что диплоидный хромосомный набор *W. fryei* состоит из 12 элементов (рис. 4, а). Такое число хромосом имели 82 из 85 изученных клеток. Три клетки были анеуплоидными. Хромосомы сравнительно мелкие — их абсолютная длина колеблется от 1.92 до 4.84 мкм (см. таблицу). В кариотипе выделяется 1-я пара относительно крупных хромосом. Остальные элементы набора по длине образуют плавно убывающий ряд. К сожалению, нам не удалось выявить точное место локализации центромер и определить центромерный индекс. Хроматиды большинства хромосом в метафазах

Измерения хромосом *Wardium fryei*
Measurements of chromosomes of *Wardium fryei*

Номер пар хромосом	Абсолютная длина (в мкм)	Относительная длина (в %)
1	4.84 ± 0.55	25.86 ± 1.36
2	3.43 ± 0.37	18.33 ± 1.01
3	3.03 ± 0.36	16.21 ± 0.67
4	2.85 ± 0.24	15.28 ± 0.84
5	2.63 ± 0.32	14.05 ± 0.68
6	1.92 ± 0.27	10.24 ± 0.77

лежат параллельно друг другу и не соединены первичной перетяжкой, т. е. своим видом они напоминают голокинетические хромосомы.

Жизненный цикл. Промежуточными хозяевами цестоды в условиях северного Охотоморья служат полихеты *Alitta brandti* Malmgren (= *Nereis virens* sensu Grube, 1849) и *Nereis vexillosa* Grube (Annelida). Постэмбриональное развитие подробно описано Бондаренко (1997). Метацистода классифицирована как хвостатая диплоциста, способная формировать «лярвофор», в котором хвостовые отростки отдельных цистицеркоидов необратимо сплетены между собой. На хвостовых отростках метацистод формируются почки и сразу же отшнуровываются от родительского организма. По-видимому, они могут развиваться в новую метацистоду.

Hymenolepis fusus (Krabbe, 1869)

Сведения о типовом экземпляре от *L. hyperboreus* из Гренландии (рис. 3, *d, e*). Сколекс, 0.303×0.309 мм (с выставленным хоботком). Присоски $0.095\text{—}0.11$ мм. Хоботок примерно 0.11×0.055 мм. Крючьев 10, аплопараксоидной формы. Общая длина крючка $0.0166\text{—}0.0182$ мм. Лезвие тонкое, $0.010\text{—}0.011$ мм, основание крючка, включая корневой отросток — 0.013 мм. Половые отверстия односторонние. Половая клоака 0.78 мм глубины. Бурса цирруса $0.139\text{—}0.152 \times 0.037\text{—}0.041$, членик 0.5 мм ширины. Циррус очень миниатюрный, у основания около 0.003 мм в диаметре, эвагинирован примерно на 0.02 мм. Едва различим один или два ряда мелких крючочков, опоясывающих циррус по диаметру. Вагина снабжена хитинизированным «замком» 0.005 длины и 0.008 мм ширины. Остальная морфология осталась неизвестной.

Сведения о *T. fusus* от *L. ridibundus* из коллекции Вольфхюгеля (Wolffhugel). Цестоды явно отличаются от описанных Краббе (рис. 3, *ж—и*) из *L. hyperboreus* (Krabbe, 1869). Сколекс молодого экземпляра вооружен крючьями $0.017\text{—}0.018$ мм длины. Циррус 0.025 мм длины, эвагинирован не полностью, образует небольшое парабазальное вздутие около 0.015 мм в диаметре с учетом покрывающих его шипиков. Шипики располагаются примерно в 10 диагональных рядов. Эмбриофоры 0.047×0.026 , эмбриональные крючья $0.01\text{—}0.013$ мм.

Аналогичные цестоды найдены на препаратах Спасской, Шигина и в нашей коллекции от *L. ridibundus*. Их краткое описание, позволяющее дифференцировать виды, объединенные Краббе под общим названием *W. fusus*, паразитирующие у разных видов часек, приводим ниже.

Описание. Стробила достигает $93\text{—}107$ мм длины и соответственно 1.4 и 0.79 мм ширины. Крючья хоботка аплопараксоидной формы с удлинённой рукояткой соответствуют изображению и размеру, приведенным в публикации Краббе (Krabbe, 1869,

fig. 180, b). Общая длина крючка 0.0175—0.018 (лезвия — 0.009—0.01, основания с корневым отростком — 0.011—0.012, рукоятки — 0.003) мм. Циррус относительно короткий, 0.074 мм максимальной длины. Имеется небольшое парабазальное вздутие 0.023—0.025 мм длины и 0.009—0.012 мм в диаметре (без учета шипиков), усаженное относительно крупными шипиками (0.002 мм), расположенными в 7—10 диагональных рядах. Небольшое основание цирруса, 0.007—0.008 × 0.008, лишено вооружения. Отсутствует оно и на дистальном конце 0.031 мм длины. Эмбриофоры яиц удлинненно-овальные, от 0.062 × 0.03 до 0.09 × 0.039 мм. Эмбриональные крючья 0.012 мм.

Жизненный цикл. Толкачева (1984) сообщает об обнаружении цистицеркоидов в двух спонтанно инвазированных ракообразных *Acanthocyclops vernalis* из водоемов Южной Чехии. Длина хоботковых крючьев этих цистицеркоидов не превышала 0.012 мм. Максимова (1987, 1989) в Казахстане экспериментально изучила жизненный цикл паразита. По ее данным, развитие протекало в жаброномом рачке *Artemia salina* и завершилось формированием метастоды типа церкоцисты.

***Hymenolepis californicus* Young, 1950**

Типовой материал не содержал сколекса. Половая клоака окружена железистым образованием, 0.013 × 0.02 мм. Бурса цирруса в членике 0.2 мм длины и 0.033 мм ширины (рис. 3, к), имеет размеры 0.082—0.037 мм, в других члениках — 0.098—0.014 × 0.016—0.038 мм. Инвагинированный циррус на срезе составил 0.031 мм длины, 0.007 максимальной ширины. Частично эвагинированный циррус (рис. 3, л) достигал 0.021—0.023 мм длины, 0.008 мм максимальной ширины, без учета длины покрывающих его шипиков и 0.012 мм — с учетом последней. Шипики крупные, расположены в несколько диагональных рядов, точное число их на срезе сосчитать не удалось. Развитие происходит с участием жаброногого рачка *Artemia salina*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изучением типового препарата *W. fryei* было установлено, что он является широко распространенным паразитом чаек в Тихоокеанском бассейне, известным, однако, под другим названием — *Hymenolepis* (= *Wardium* = *Dicranotaenia*) *clavicirrus* Yamaguti, 1940. Причина этого крылась в том, что при описании *W. fryei* Мейю допустил неточность в измерении длины крючьев, указав размер значительно меньший (0.017—0.019 мм), чем он был в действительности (0.022—0.0256 мм). Эта ошибка, в свою очередь, привела к тому, что в дальнейшем цестоды вида *W. fryei* были еще дважды описаны как новые. Так, Ямагути (Yamaguti, 1940) дал им название *Hymenolepis clavicirrus*, обнаружив цестод у *L. argentatus vegae* в Японии. С этого момента, как уже упоминалось выше, в большинстве публикаций *W. fryei* фигурировал именно под этим именем, но никогда не отождествлялся с *H. fusus* Krabbe (Кротов, 1952; Белопольская, 1963; Губанов, Сергеева, 1968, 1971; Кривоногова, 1963; Сметанина, Леонов, 1984; Спасский, 1963; Спасский, Бобова, 1968; Цимбалюк, 1965; Hoberg, 1979, и др.). Значительно позже Помрой и Барт (Pomroy, Burt, 1964) от *L. argentatus*, добытой на Атлантическом побережье Канады, еще раз описали этот вид, но уже под названием *Hymenolepis arquei*. В дифференциальном диагнозе авторы отметили значительное сходство между описываемым ими видом и *H. (=Dicranotaenia) clavicirrus*, однако, констатируя отсутствие какого-либо одного яркого признака, позволившего бы дифференцировать виды, они придали вес «...совокупности незначительных отличий, которые, взятые вместе, приобретают важное значение...». Эти небольшие различия носили чисто меристический характер и не могли рассматриваться как видовые. Более того, не было принято во внимание, что из 4 экз., имевшихся в распоряжении авторов, лишь один был половозрелым, но не содержал маточных члеников. Сначала Спасский, а затем Хоберг (Hoberg, 1979) пришли к заключению, что *H. arquei* должен быть помещен в синоним к

W. clavicirrus. В качестве еще одной причины, по которой многие исследователи согласились с синонимизацией *W. fryei* и *W. fusus*, можно назвать и то, что при описании Мейю (Mayhew, 1925) разделил иллюстрации, поместив рисунок цирруса, столь характерного для вида, в «Таблицу II», тогда как остальные рисунки — в «Таблицу IV» и эта деталь, возможно, ускользнула от внимания исследователей.

Мы установили по присутствию характерного хитинизированного «замка» на копулятивной части вагины, что *T. fusus* на препарате из коллекции Краббе от *L. hyperboreus* принадлежит относительно недавно описанному Ярецкой и Остасом (Jarecka, Ostas, 1984) виду — *H. arctowskii* от *L. dominicanus* Licht. из Антарктиды. Длина хоботковых крючьев цестоды, равная 0.0166—0.0182 мм, также соответствовала диагнозу вида *H. arctowskii*. Одновременно Ярецка (Jarecka, 1984) опубликовала сведения о жизненном цикле паразита, промежуточным хозяином которого в условиях Антарктиды оказались жаброногие раки *Branchinecta gaini* Dadey. Вторая регистрация *H. arctowskii* была произведена у чаек в Субарктической зоне Чукотки (Бондаренко и др., 1987), где развитие паразита протекало также в жаброногих раках *Branchinecta* sp. и *Cysicus tetraedra* (Krynicky). Таким образом, в случае с *W. arctowskii* мы столкнулись с видом, имеющим биполярное распространение, и обнаружение его у *L. hyperboreus* в Гренландии вполне закономерно.

Из двух видов, описанных Краббе под именем *T. (=Hymenolepis) fusus*, оно закрепилось за широко распространенным паразитом озерной чайки *L. ridibundus*. Обнаружены они на препаратах № 62/33—34 из коллекции Вольфхюгеля, в коллекциях Спасской, Шигина и в нашей.

H. californic не может рассматриваться в качестве синонима *W. fryei*. Циррус у этого вида по строению приближается к циррису *H. fusus* и совершенно ничего общего не имеет с таковым *W. fryei*. Однако отсутствие сколекса на препаратах пока не позволяет сделать вывод о его предполагаемом тождестве с *H. fusus*.

Бэр (Baer, 1956), рассматривая *W. fryei* и *H. clavicirrus* в качестве синонимов *H. fusus*, оказался прав лишь в отношении синонимизации первых двух видов между собой, но не в отождествлении их с *H. fusus*, поскольку выяснилось, что крючья хоботка у этих видов значительно отличаются по величине, не говоря уже о различиях в форме циррусов.

Следует отметить, что у чаек описана группа близких к *H. fusus* видов, имеющих схожие по форме и размеру хоботковые крючья. Изучение оригинальных коллекций авторов описаний некоторых из этих видов и собственных сборов показало для многих из них разнообразие строения копулятивного аппарата и яиц. Дифференциация видов возможна лишь при наличии соответствующих данных. В обширной литературе, посвященной паразитам чаек, относительно цирруса *W. fusus* имелись лишь указания на его небольшой размер и присутствие вооружения. Проведенное исследование позволило уточнить детали морфологии, знание которых даст основание для предстоящей ревизии группы.

Жизненные циклы *H. fusus*, *H. arctowskii* и *H. californic* резко отличаются от цикла *W. fryei* как по составу промежуточных хозяев, так и по модификациям цистицеркоида. До сих пор полихеты не были зарегистрированы в качестве промежуточных хозяев ни у одного вида гименолепидид. Необычна и модификация цистицеркоида, отмеченная у *W. fryei*. Несмотря на ее явное сходство с хвостатой диплоцистой, широко представленной у *Aploparaksis* модификацией, она тем не менее по остальным признакам больше тяготеет к стафилоцисте (уроцисте) — модификации, описанной у *Hymenolepis cantaniana* (Polonio, 1860), паразита куриных Сев. Америки (Alicata, Jones, 1933; Jones, Alicata, 1935) и в Австрии (Supperer, 1954) и у паразита землероек *Pseudodiorchis prolifer* (Villot, 1890) в Польше (Kisielewska, 1960).

Данные о жизненном цикле *H. fusus* весьма противоречивы. Найденные Толкачевой (1984) цистицеркоиды в *Acanthocyclops vernalis* в Чехии по размеру крючьев более соответствуют *W. spasskii* Shigin, 1961 (= *W. filamentoovatum* Masco, 1962), паразитирующему у чаек в этом регионе, чем *H. fusus*. Сведения Максимовой (1987, 1989) об участии *Artemia salina* в жизненном цикле *H. fusus* нам представляются более достоверными.

В Сев. Америке жизненный цикл *H. californicus* проходит также с участием *A. salina*, а метациста имеет форму церкоцисты с длинным хвостовым отростком.

Несмотря на успешное использование кариологических данных при решении таксономических и филогенетических проблем во многих группах организмов, гименолепидиды все еще остаются слабоизученными в этом отношении. Подавляющее большинство кариологически исследованных видов принадлежат к роду *Hymenolepis* (Jones, 1945; Jones, Ciordia, 1955; Kisner, 1957; Hossain, Jones, 1963; Proffit, Jones, 1969; Ward et al., 1981; Liu, He, 1987; Mutafova, Gergova, 1994). Ничего не известно о хромосомных наборах видов рода *Wardium*. Согласно публикациям, в сем. Hymenolepididae преобладают виды с диплоидным числом $2n = 12$. Полные сведения о морфологии хромосом представлены лишь в двух работах, посвященных кариологическому изучению видов *H. diminuta* и *Vampirolepis* (= *Hymenolepis*) *nana* (Liu, He, 1987; Mutafova, Gergova, 1994). Однако результаты исследований по *H. diminuta*, изложенные в них, оказались противоречивыми, а отмеченные различия в морфологии хромосом слишком существенны, чтобы считать их межпопуляционными, как полагали Мутаfoва и Гергова. Скорее всего, авторы столкнулись с трудностями при определении локализации центромера либо при определении видовой принадлежности цестод.

Пяткявичуте и Регель (Petkevičiūtė, Regel, 1994) изучили хромосомные наборы двух видов гименолепидид рода *Microsomacanthus* Lopez-Neyra, 1942; *M. spasskii* и *M. spiralibursata*, паразитирующих у птиц Чукотки. Диплоидное число хромосом у обоих составляло $2n = 6$.

К настоящему времени имеющиеся данные позволяют предположить, что число $2n = 12$ может быть исходным в эволюции кариотипов гименолепидид. Цестоды, входящие в состав семейства, кариотипически консервативны, что затрудняет применение кариологических данных для дифференциации видов и родов. Стабильностью отличаются размерные соотношения хромосом разных видов. Так, при сравнении относительной длины соответствующих пар хромосом *W. fryei*, с одной стороны, и *H. diminuta* и *V. nana* (Mutafova, Gergova, 1994) — с другой, не выявлено достоверных различий.

Итак, сравнительное изучение морфологии ленточных форм и данных о жизненных циклах *H. fusus* и *W. fryei* подтвердили самостоятельность каждого из них и тем самым дали основание восстановить статус вида *W. fryei*. Таким образом, типовой вид рода *Wardium* приобретает следующее название: *Wardium fryei* Mayhew, 1925: syn.: *Hymenolepis clavicirrus* Yamaguti, 1940; *Dicranotaenia clavicirrus* (Yamaguti, 1959); *Wardium clavicirrus* (Yamaguti, 1940) Spassky et Spasskaja, 1954; *Hym. arquei* Pomeroy and Burt, 1964.

Хозяева: *Larus argentatus* Pont., *L. arcticilla*, *L. canus* L., *L. marinus* L., *L. glaucescens* Naumann, *L. schistisagus* Stejneger, *Rissa brevirostris* (Bruch), *R. tri-dactyla* (L.), *Rodostethia rosea* (MacGill.).

Места обнаружения: Россия (Приморский край, низовье Амура, побережье Охотского моря, Камчатка, Чукотка, Командорские и Карагинский о-ва, Курильские о-ва, Сахалин, Якутия), Сев. Америка (тихоокеанское и атлантическое побережья, Алеутские о-ва и острова залива Аляска), Япония.

Спасский, обсуждая современное состояние рода *Wardium*, пришел к выводу о необходимости выделения в его составе двух или трех морфоэкологических групп. Наши данные подтвердили эту точку зрения и ревизии рода *Wardium* будет посвящена отдельная публикация.

БЛАГОДАРНОСТИ

Часть работы выполнена благодаря финансовой поддержки Международного научного фонда Д. Сороса (гранты № L 3000 и № LH 3100).

За предоставленную возможность изучить типовые препараты мы выражаем искреннюю благодарность кураторам паразитологических коллекций: dr J. Ralph

Lichtenfels (National Parasite Collection Unit, Beltsville, USA), dr Claude Vaucher (Museum of Natural History, Geneva, Switzerland) и dr Reinhard M. Kristensen (Zoologisk Museum Kobenhavn, Danmark).

Список литературы

- Белопольская М. М. Паразитофауна птиц Судзукхинского заповедника (При-
морье). IV. Ленточные черви // Тр. ГЕЛАН. 1963. Т. 13. С. 144—163.
- Бондаренко С. К. Жизненный цикл *Wardium fryei* Mayhew, 1925 (Cestoda:
Hymenolepididae) // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 2. С. 142—156.
- Бондаренко С. К., Кондратьева Л. Ф. Хоберг Э. Паразит чакс *Hymenolepis*
(s. l.) *haldemani* Schiller, 1951 и его жизненный цикл // Acta Parasitol.
Lithuanica. 1987. Vol. 22. P. 82—91.
- Губанов Н. М., Сергеева Т. П. Фауна гельминтов розовой чайки *Rhodostethia*
rosea // Гельминты человека, животных и растений и меры борьбы с ними.
М.: Наука, 1968. С. 157—158.
- Губанов Н. М., Сергеева Т. П. К фауне гельминтов чакс Якутии // Вредные
насекомые и гельминты Якутии. Якутск, 1971. С. 96—101.
- Кривоногова Ф. Д. К гельминтофауне рыбоядных птиц Низовья Амура // Тр.
ГЕЛАН. 1963. Т. 13. С. 220—226.
- Кротов А. И. Новые цестоды (Hymenolepididae и Parureriniidae) птиц // Тр.
ГЕЛАН. 1952. Т. 6. С. 259—272.
- Максимова А. П. К морфологии и циклу развития цестоды *Wardium fusa*
(Cestoda, Hymenolepididae) // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 2. С. 157—158.
- Максимова А. П. Цестоды — гименолепидиды водных птиц Казахстана. Алма-
Ата, 1989. С. 221.
- Сметанина З., Леонов В. А. Гельминты рыбоядных птиц Курильских остро-
вов // Тр. ГЕЛАН. 1984. Т. 34. С. 59—66.
- Спасский А. А. Гименолепидиды — ленточные гельминты диких и домашних
птиц // Основы цестодологии. Т. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 417 с.
- Спасский А. А., Спасская Л. П. Построение системы гименолепидид, парази-
тирующих у птиц // Тр. ГЕЛАН. 1954. Т. 7. С. 55—119.
- Спасский А. А., Бобова Л. П. Цестоды семейства Hymenolepididae от водопла-
вающих птиц Камчатки // Тр. ГЕЛАН. 1962. Т. 12. С. 172—200.
- Спасская Л. П., Спасский А. А. Цестоды птиц Тувы. Кишинев: Штиинца. 1971.
С. 252.
- Толкачева Л. М. Цистицеркоиды цестод семейства Hymenolepididae у ракообраз-
ных водоемов Южной Чехии // Тр. ГЕЛАН. 1984. Т. 35. С. 149—160.
- Цимбалюк А. К. Гельминты позвоночных животных островов Берингова моря
(фауна, экология, география): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток,
1965. С. 438.
- Шигин А. А. Гельминтофауна чайковых птиц Рыбинского водохранилища // Тр.
Дарвинов. госуд. заповед. 1961. Вып. 7. С. 309—362.
- Alicata J. E., Jones M. F. The dung beetle, *Ataetus cognatus*, as the intermediate
host of *Hymenolepis cantianiana* // J. Parasitol. 1933. Vol. 19. P. 244.
- Baer J. G. Parasitic helminths collected in West Greenland // Medd. om Gronl. 1956.
Vol. 124, N 107. P. 55.
- Clerc W. Contribution a l'etude de la faune helminthologique de l'Oural // Rev. suisse
zool. 1903. Vol. 11. P. 241—368.
- Deblock S., Biguet J., Capron A. Contribution a l'etude des cestodes de Lari
des cotes de France. I. Des genre *Hymenolepis* // Ann. de Parasitol. 1960. Vol. 34,
N 5, 6. P. 538—574.
- Fuhrmann O. Les Tenias des oiseaux // Mem. Univ. Neuchatel. 1932. Vol. 8. 381 p.
- Hoberg E. P. Helminth parasites of marine birds (Charadriiformes: Alcidae and
Laridae) occurring in the north Pacific Ocean and Gulf of Alaska // Thesis for the

- Degree of Master of Science in Depart. of Veterinary Microbiol. University of Saskatchewan. 1979. 121 p.
- Hossian M. M., Jones A. W. The chromosomes of *Hymenolepis microstoma* (Dujardin, 1845) // *J. Parasitol.* 1963. Vol. 49. P. 305—307.
- Hughes R. C. The genus *Hymenolepis* Weinland, 1958 // *Techn. Bull. Oklahoma Agric. and Mech. Coll.* 1940. Vol. 8. P. 1—42.
- Jarecka L. Development of *Hymenolepis arctowskii* Jarecka et Ostas, 1984 (Cestoda, Hymenolepididae) in the intermediate host *Branchinecta gaini* Daday (Branchiopoda) of the Antarctic // *Acta Parasitol. Polon.* 1984. Vol. 29, f. 36. P. 337—342.
- Jarecka L., Ostas J. *Hymenolepis arctowskii* sp. n. (Cestoda, Hymenolepididae) from *Larus dominicanus* Licht. of the Antarctic // *Acta Parasitol. Polon.* 1984. Vol. 29, f. 21. P. 189—196.
- Jones A. W. Studies in cestode cytology // *J. Parasitol.* 1945. Vol. 31. P. 213—235.
- Jones A. W., Ciordia H. A cytological race of *Hymenolepis nana* // *Assoc. Southeast. Biol. Bull.* 1955. Vol. 2. P. 8.
- Jones M. F., Alicata J. F. Development and morphology of the cestode, *Hymenolepis cantianiana*, in coleopteran and avian hosts // *J. Washington Acad. Sci.* 1935. Vol. 25. P. 237—247.
- Joyeux C., Baer J. G. Cestodes. Faune de France. T. 30. Paris, 1936. 613 p.
- Kisielewska K. Life cycle of tapeworm *Pseudodiorchis prolifer* (Villot, 1890) comb. nova (*Pseudodiorchis multispinosa* Zarnowski, 1955) // *Acta Parasitol. Polon.* 1960. Vol. 86, f. 11. P. 198—204.
- Kisner R. L. The chromosomes of *Hymenolepis diminuta* // *J. Parasitol.* 1957. Vol. 43. P. 494—495.
- Krabbe H. Bidrag til Kundskab om Fuglenes Baendelorme // *Kjobenhovh. Danske vid. selskab. skr. Natur. mat. Afd.* 1869. Vol. 8. P. 249—363.
- Liu G., He L. Studies on the cytogenetics of Cestoda. I. The karyotype of *Hymenolepis diminuta* // *Hereditas (Beijing)*. 1987. Vol. 9. P. 26—27.
- Mayhew R. L. Studies on the avian species of the cestode family Hymenolepididae // *Illinois Biol. Monog.* 1925. Vol. 10. P. 1—125.
- Meggitt F. J. Report on a collection of cestodes mainly from Egypt. II. Cyclophyllidae family Hymenolepididae // *Parasitology*. 1927. Vol. 19. P. 420—448.
- Mutafova T., Gergova S. Cytological studies on three hymenolepidid species // *J. Helminthol.* 1994. Vol. 68. P. 323—325.
- Pomeroy A. K., Burt M. D. Cestodes of the Herring Gull *Larus argentatus* Pontoppidan 1763 from New Brunswick, Canada // *Can. J. Zool.* 1964. Vol. 42. P. 959—973.
- Petkevičiūtė R., Regel K. V. Karyometrical analysis of *Microsomacanthus spasskii* and *M. spiralibursata* // *J. Helminthol.* 1994. Vol. 68. P. 53—55.
- Proffit H. R., Jones A. W. Chromosome analysis of *Hymenolepis microstoma* // *Exper. Parasitol.* 1969. Vol. 25. P. 72—84.
- Ransom B. H. The taenioid cestodes of North American birds // *Bull. U. S. Nat. Mus.* 1909. Vol. 69. P. 1—143.
- Steedmann H. F. Dimethyl hydantoin formaldehyde: a new water-soluble resin for use as mounting medium // *Quart. J. Microscop. Sci.* 1958. Vol. 99, N 4. P. 451—452.
- Supperer R. Versuche ueber die Entwicklung des Geflugel-Bandwurmes *Hymenolepis cantianiana* Polonio, 1860 // *Wien. Tierarztl. Monatschr.* 1954. Vol. 41. P. 199—203.
- Ward E. J., Evans W. S., Novak M. Karyotype of *Hymenolepis citelli* (Cestoda: Cyclophyllidae) // *Canad. J. Gen. Cytol.* 1981. Vol. 23. P. 449—452.
- Yamaguti S. Studies on the helminth fauna of Japan. Cestodes of birds. II // *Jap. J. Med. Sci. VI. Bacteriology and Parasitology Trans. and Abs.* 1940. Vol. 1. P. 176—211.

Институт экологии АН Литвы,
Вильнюс LT-2600

Поступила 2.07.1997

ON THE TYPE SPECIES OF THE GENUS *WARDIUM* — *WARDIUM FRYEI*
(CESTODA: HYMENOLEPIDIDAE: APLOPARAKSINAE)

S. K. Bondarenko, R. Petkevichiute

Key words: Hymenolepididae, *Wardium*, Karyotype, life cycle, metacestode, cysticeroid, tailed-diplocyst, staphilocyst, budding, Polychaeta.

SUMMARY

This investigation restores a validity of the cestode species *Wardium fryei* Mayhew, 1925. It includes a redescription of the holotype («cotype») of *W. fryei* described from a gull *Larus glaucensis* from the Saint Juan county, Washington, as the type species of a new genus *Wardium*. It seems, that this finding of Mayhew was a single finding of this species since its original description. Invalidation of the genus *Wardium* was made by Meggit (1927), who considered this genus as a synonym of *Hymenolepis*. Later, Baer (1956) placed *W. fryei* in a synonym of *Taenia* (= *Hymenolepis*) *fuscus* Krabbe, 1869. A validity of the genus *Wardium* was restored by Spassky and Spasskaya (1954), but Spassky (1968) following Baer considered *H. fuscus* as a type species of the genus *Wardium*.

During the study of the type of *W. fryei* it was found out, that it is morphologically identical to species *H. clavicirrus* Yamaguti, 1940 (the well-known parasite of gulls) and *H. arguei* Pomeroy et Burt, 1964. These species are considered as junior synonyms of *W. fryei*. Appearance of these descriptions was apparently a result of errors in original description of *W. fryei*, the rostellar hooks are actually 0.022—0.0256 mm in length, but not 0.017—0.019 mm.

Reexamination of the type specimens of *Taenia fuscus* (ex parte) from *L. hyperboreus* from Greenland and paratype of *H. californicus* Young, 1950 from *L. californicus* from North America determines, that *W. fryei* is not a synonym of these species. We suggest, that Krabbe's specimens may be conspecific to the species *H. arktowskii* Jarecka et Ostas, 1984, described from *L. dominicanus* from Antarctic. As the true species *H. fuscus* (Krabbe) we consider the cestodes described by Krabbe from *L. ridibundus* from Germany, the common parasites of this bird.

Data on the morphology of the adult stage of *W. fryei* (karyotype $2n = 12$) list of definitive (Laridae) and intermediate hosts (two species of nereids Polychaeta) and a type of morphological modifications of the cysticeroid, which contains characters of both tailed diplocyst and staphilocyst, are given. *W. fryei* is a cestode species, which postembryonal development includes proloferation of bulbs on a tail of metacestode and possible asexual multiplication.